INSTITUUT VOOR PLANTENZIEKTENKUNDIG ONDERZOEK
WAGENINGEN, NEDERLAND
DIRECTEUR: Dr. J. G. TEN HOUTEN

MEDEDELING No 247

DE FYSIOLOGISCHE SPECIALISATIE VAN CLADOSPORIUM FULVUM EN HET KWEKEN VAN TEGEN DE BLADVLEKKENZIEKTE RESISTENTE TOMATERASSEN

(PHYSIOLOGIC SPECIALISATION OF CLADOSPORIUM FULVUM AND THE BREEDING FOR RESISTANCE IN TOMATOES)

DOOR

G. P. TERMOHLEN

OVERDRUK UIT:
T.PL.-ZIEKTEN, 66: 314–327, 1960
Verschijnt tevens als Publikatie no. 85
van het Proefstation voor de Groente- en Fruitteelt onder glas te Naaldwijk

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
11 SEP 1961

INSTITUUT VOOR PLANTENZIEKTENKUNDIG ONDERZOEK (I.P.O.)

Office and main laboratory: Binnenhaven 12, tel. 2151, 2152 en 3641 Wageningen, The Netherlands.

Staff:

Director:	Dr. J. G. TEN HOUTEN
Deputy director and head of the Entomological Dept.:	Dr. H. J. DE FLUITER, Wageningen.
Head of the Mycological Dept.:	Ir. J. H. VAN EMDEN, Wageningen.
Head of the Nematological Dept.:	Dr. Ir. J. W. SEINHORST, Wageningen.
Head of the Plant Disease Resistance Dept.:	Dr. J. C. s'JACOB, Wageningen.
Head of the Virological Dept.:	Miss Drs. F. QUAK, Wageningen.
Head of the Section Agricultural Aviation:	Miss M. C. KERSSEN, Wageningen.
Head of the Section Biochemical Research and Application of Radioactive Isotopes:	Dr. J. H. VENEKAMP, Wageningen.
Head of the Section Air Pollution Problems:	Ir. F. H. F. G. SPIERINGS, Wageningen.

Research workers at the Wageningen Laboratory:

Dr. Ir. A. B. R. BEEMSTER, Virologist
Ir. J. H. VAN EMDEN, Phytopathologist
Ir. J. A. DE BOKX, Virologist
Dr. Ir. L. BOS, Virologist
Dr. H. H. EVENHUIS, Entomologist
Dr. H. J. DE FLUITER, Entomologist
Dr. C. J. H. FRANSSEN, Entomologist
Dr. J. GROSJEAN, Phytopathologist
Ir. N. HUBBELING, Phytopathologist and plantbreeder
Dr. J. C. s'JACOB, Phytopathologist and plantbreeder
Miss M. C. KERSSEN, Agricultural aviation expert
Miss Dr. C. H. KLINKENBERG, Nematologist
Ir. R. E. LABRUYÈRE, Phytopathologist
Drs. H. P. MAAS GEESTERANUS, Phytopathologist
D. Z. MAAT, Virologist
F. A. VAN DER MEER, Entomologist
Dr. J. C. MOOI, Phytopathologist
J. P. W. NOORDINK, Radiochemist
W. C. NIJVELDT, Entomologist
Ir. H. DEN OUDEN, Nematologist
Miss Drs. H. J. PFAELTZER, Virologist
Ir. A. VAN RAAY, Plantphysiologist
Miss Drs. F. QUAK, Virologist
Drs. L. E. VAN 'T SANT, Entomologist
Dr. Ir. J. W. SEINHORST, Nematologist
Dr. H. H. SOL, Virologist
Ir. J. VAN DER SPEK, Phytopathologist
Ir. F. H. F. G. SPIERINGS, Plantphysiologist
G. M. TICHELAAR, Phytopathologist
Dr. F. TJALLINGII, Phytopathologist
Ir. E. UBELS, Phytopathologist
Dr. J. H. VENEKAMP, Biochemist

Research workers elsewhere

Drs. J. M. M. v. BAKEL, Phytopathologist; Ir. C. KAAI, Nematologist — detached to „Proefstation voor de Groenteteelt in de volle grond", Alkmaar, tel. 02200-4568.

Drs. D. J. DE JONG, Entomologist; Ir. G. S. ROOSJE, Phytopathologist; M. VAN DE VRIE, Entomologist — detached to „Proefstation voor de Fruitteelt in de volle grond", Wilhelminadorp, Goes, tel. 01100-2261.

Ir. T. W. LEFERING, Phytopathologist/Virologist, detached to „Proeftuin Noord Limburg" Venlo, tel. 04700-2503.

Ir. F. A. HAKKAART, Virologist; Drs. G. SCHOLTEN, Phytopathologist — detached to „Proefstation voor de bloemisterij in Nederland", Aalsmeer, tel. 02977-688.

Dr. K. VERHOEFF, Phytopathologist, detached to „Proeftuin voor de Groente en- Fruitteelt onder glas", Naaldwijk, tel. 01740-4545.

Guest workers:

Dr. P. A. VAN DER LAAN, Entomologist, „Laboratorium voor toegepaste Entomologie der Gemeente Universiteit", Amsterdam, tel. 020-56282.

Dr. Ir. G. S. VAN MARLE, Entomologist, Diepenveenseweg 226, Deventer, tel. 06700-3617.

Ir. G. W. ANKERSMIT, Entomologist, „Laboratorium voor Entomologie", Agricultural University, Wageningen, tel. 08370-2438.

Dr. Ir. J. B. M. VAN DINTHER, Entomologist, „Laboratorium voor Entomologie", Agricultural University, Wageningen, tel. 08370-2438.

Aphidological Adviser:

Mr. D. HILLE RIS LAMBERS, Entomologist, T.N.O., Bennekom, tel. 08379-2458.

DE FYSIOLOGISCHE SPECIALISATIE VAN *CLADOSPORIUM FULVUM* EN HET KWEKEN VAN TEGEN DE BLADVLEKKENZIEKTE RESISTENTE TOMATENRASSEN

T. Pl.ziekten 66 (1960): 314–327

DE FYSIOLOGISCHE SPECIALISATIE VAN *CLADOSPORIUM FULVUM* EN HET KWEKEN VAN TEGEN DE BLADVLEKKENZIEKTE RESISTENTE TOMATERASSEN[1]

With a summary: Physiologic specialisation of Cladosporium fulvum *and the breeding for resistance in tomatoes*

DOOR

G. P. TERMOHLEN[2]

Proefstation voor de Groenten- en Fruitteelt onder Glas, Naaldwijk

INLEIDING

LANGFORD (1937) heeft aangetoond dat van de schimmel *Cladosporium fulvum* COOKE fysiologische rassen[3] bestaan. Op de tomaterassen Stirling Castle en Potentaat kon hij de fysio's 1 en 2 onderscheiden, doordat eerstgenoemd ras resistent is tegen fysio 1. LANGFORD gebruikt als symbool voor de dominante factor voor resistentie Cf_{sc} (C = *Cladosporium*, f = *fulvum*, sc = Stirling Castle). Hij maakte een kruising tussen het cultuurras Potentaat en het wilde ras *Lycopersicum pimpinellifolium*. Uit de reactie ten opzichte van beide fysio's van planten van de nakomelingschap uit deze kruising bleek dat het wilde ras beschikte over twee dominante factoren voor resistentie Cf_{p1} en Cf_{p2}; deze factoren splitsten onafhankelijk van elkaar.

BAILEY (1950), die het werk van LANGFORD heeft voortgezet, heeft het bestaan van de fysio's 5, 6, 7, 8 en 9 kunnen aantonen (de fysio's 3 en 4 zijn vervallen, omdat deze fysio's cultuurmutanten waren van respectievelijk de fysio's 1 en 2 en bovendien op de plant hetzelfde ziektebeeld te zien gaven). Hij onderscheidt deze fysio's van elkaar met behulp van de rassen Stirling Castle, Vetomold en V 121. Het ras Vetomold bezit de factor Cf_{p1} en het ras V 121 de factor Cf_{p2}. BAILEY veronderstelt dat nieuwe fysio's ontstaan na de introductie van rassen met resistentiefactoren. De introductie van een resistent ras geschiedt in Canada meestal op grote schaal. BAILEY kon steeds, nadat een dergelijk ras enkele jaren was geteeld en vatbaar geworden, op grote schaal het fysio isoleren waarvoor dit ras specifiek gevoelig is. Andere fysio's kwamen dan niet of vrijwel niet voor.

DAY (1954, 1956) geeft een overzicht van de frequentie van voorkomen van de fysio's van *Cladosporium fulvum* in Engeland en Wales; hij stelt een nieuwe aanduiding voor van de fysio's. BUTLER (1953) brengt een vereenvoudiging aan in de aanduiding van de resistentiefactoren in die zin, dat de factoren Cf_{sc}, Cf_{p1} en Cf_{p2} in het vervolg worden aangeduid als Cf_1, Cf_2 en Cf_3, terwijl combinaties van deze factoren bijv. het symbool Cf_1Cf_2 krijgen. Het systeem waarin de reactie van de rassen met resistentiefactoren ten opzichte van de verschillende

[1] Aangenomen voor publikatie 24 aug. 1960.

[2] Voorheen werkzaam bij het Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek, Wageningen en de Laboratoria voor Fytopathologie en Tuinbouwplantenteelt der Landbouwhogeschool, Wageningen.

[3] De term fysiologische rassen wordt in het vervolg afgekort tot fysio's (OORT, 1944).

fysio's wordt vermeld, is te vergelijken met het systeem dat door BLACK (1952) ontworpen is voor *Phytophthora infestans* bij de aardappel. Het fysio dat de werking van de resistentiefactor Cf_1 te niet doet, krijgt het cijfer 1; zo zal fysio 1,2 de werking van de factorencombinatie Cf_1Cf_2 te niet doen. De nummers 1, 2, 5, 6, 7, 8 en 9, welke door LANGFORD en BAILEY aan de fysio's gegeven zijn, zijn daardoor veranderd in respectievelijk 0, 1, 2, (1,2,3), (2,3), (1,2) en 3. De factor voor vatbaarheid wordt aangeduid als cf; het fysio dat bij deze factor behoort, krijgt het cijfer 0. Een en ander wordt verduidelijkt in tabel 1.

TABEL 1. De reactie van de rassen van het toetssortiment ten opzichte van de fysio's van *Cladosporium fulvum*.
The varieties of the testsortiment and their reaction to the races of Cladosporium fulvum.

Toetsrassen *Varieties*	Resistentiegenen *Genes for resistance*: Oude aanduiding *Figures formely used*	Nieuwe aanduiding *New figures*	Fysio's en reactietype[1] *Races and type of reaction*[1]: 1	2	5	9	8	10	7	6
			0	1	2	3	1.2	1.3	2.3	1.2.3
Potentaat	cf	cf	V	V	V	V	V	V	V	V
Stirling Castle	Cf_{sc}	Cf_1	R	V	R	R	V	V	R	V
Leaf Mould Resister no. 1	Cf_{sc}	Cf_1	R	V	R	R	V	V	R	V
Vetomold	Cf_{p1}	Cf_2	O	O	V	O	V	O	V	V
V121	Cf_{p2}	Cf_3	R	R	R	V	R	V	V	V
V473	$Cf_{sc}C f_{p1}$	Cf_1Cf_2	O	O	R	O	V	O	R	V
L. pimpinellifolium, Vineland	$Cf_{p1}Cf_{p2}$	Cf_2Cf_3	O	O	R	O	R	O	V	V

[1] V = vatbaar; R = resistent; O = onvatbaar.
[1] V = *susceptible*; R = *resistant*; O = *immune*.

Uit het onderzoek van DAY (1954) is naar voren gekomen, dat fysio 0 frequenter voorkomt dan de overige fysio's. Waarschijnlijk wordt dit beïnvloed door de omstandigheid dat nieuwe resistente rassen in Engeland op veel kleinere schaal geteeld worden dan dit in Canada het geval is.

KERR (1957, 1959, 1960) en KERR & BREWER (1955) hebben behalve het wilde ras *L. pimpinellifolium* ook het wilde ras *L. hirsutum* betrokken in een veredelingsprogramma tot het kweken van tegen de bladvlekkenziekte resistente tomatenrassen. BAILEY (1950) had reeds aangetoond dat het ras *L. hirsutum* onvatbaar was voor alle toen bekende fysio's. Hoewel dit ras beschikt over een resistentiefactor (wellicht zelfs meerdere factoren), wordt deze factor in de literatuur niet door een symbool weergegeven.

Het onderzoek naar het voorkomen van fysio's van de schimmel werd in Nederland uitgevoerd in het Laboratorium voor Fytopathologie te Wageningen in de jaren 1952, 1953 en 1954. In het bijzonder is hierbij gelet op de mate van voorkomen van de fysio's in verschillende delen van Nederland. Voorts is aandacht besteed aan de invloed welke de uitwendige omstandigheden kunnen uitoefenen op het ziektebeeld en de moeilijkheden die zich hierdoor bij het determineren van fysio's kunnen voordoen. Omdat de schimmel in reincultuur gemakkelijk muteert, is nagegaan welke reacties de mutanten op de plant veroorzaken in vergelijking tot de reacties veroorzaakt door de oorspronkelijke culturen.

Het kweken van resistente tomaterassen is begonnen in 1949 en tot 1955 uitgevoerd op het terrein van het Laboratorium voor Tuinbouwplantenteelt te Wageningen en daarna voortgezet op het Proefstation voor de Groenten- en Fruitteelt onder Glas te Naaldwijk. Het doel was het kweken van een voor de praktijk in Nederland bruikbaar cultuurras, resistent tegen de bladvlekkenziekte. De in Canada en Engeland gekweekte rassen voldoen namelijk niet aan de eisen welke in Nederland aan de tomaat gesteld worden. Als geniteur voor de resistentie is een selectie van het wilde ras *L. pimpinellifolium* gekozen. Dit ras beschikt, naar later bleek, over de resistentiefactoren Cf_1 en Cf_3.

In de tekst en in de tabellen worden de nieuwe aanduidingen voor fysio's en resistentiefactoren gebruikt, waarbij wij er de voorkeur aan geven voor het aanduiden van de fysio's in plaats van bijv. (1,3) het symbool 1.3 te gebruiken.

MATERIAAL EN METHODIEK

Een toetssortiment van drie rassen, welke respectievelijk de factoren Cf_1, Cf_2 en Cf_3 bezitten, is voldoende om de fysio's 0, 1, 2, 3, 1.2, 1.3, 2.3 en 1.2.3 te kunnen determineren. DAY (1954) gebruikte hiervoor de rassen Leaf Mould Resister no. 1 (Cf_1), Vetomold (Cf_2) en V 121 (Cf_3). BAILEY (1950) heeft in plaats van het ras Leaf Mould Resister no. 1 het ras Stirling Castle gebruikt. Behalve de door BAILEY gebruikte rassen hebben wij tevens de rassen V 473 (Cf_1Cf_2) en *L. pimpinellifolium* (Cf_2Cf_3) in het toetssortiment opgenomen (tabel 1). Als controle-ras (vatbaar voor alle fysio's) diende het ras Potentaat; DAY gebruikte hiervoor het ras Ailsa Craig. De fysio's 0, 1, 2, 1.2 en 2.3 zijn in 1951 welwillend door Dr. D. L. BAILEY afgestaan aan mejuffrouw Ir. M. BAKKER en in 1953 door schrijver van haar overgenomen; fysio 3 is in 1953 in Nederland gevonden. Tot nu toe is fysio 1.3 hypothetisch, terwijl fysio 1.2.3. sporadisch in Canada is gevonden (BAILEY, 1950).

In het eigen onderzoek werd bij het toetsen van schimmelisolaties op een toetssortiment uitgegaan van méér-sporen-culturen, welke rechtstreeks van aangetast blad gekweekt werden op moutagar. Het gevaar bestaat, dat op deze wijze enkele fysio's tegelijk geïsoleerd worden. De planten werden geïnoculeerd als deze twee tot drie weken oud waren (dat wil zeggen twee tot vier bladeren hadden). De sporensuspensie werd met een handverstuivertje op de bladeren gebracht. Gedurende twee dagen na de inoculatie werd een relatieve luchtvochtigheid gehandhaafd groter dan 85%, daarna tot het eind der incubatietijd van 70–80%. De temperatuur werd steeds op 22–24°C gehouden. Afhankelijk van de mogelijkheden aan deze voorwaarden te voldoen was de incubatietijd 11–20 dagen. Zowel een lagere luchtvochtigheid als een lagere temperatuur hebben een verlenging van de incubatietijd tot gevolg. De planten stonden opgesteld in glazen kooien; per kooi kwam éénmaal het toetssortiment (per ras drie planten) en één te toetsen isolatie uit de praktijk voor. Als controle werden steeds de bekende fysio's 0, 1, 2, 3, 1.2 en 2.3 in de proef betrokken.

De waarneming van BOND (1938), dat de incubatietijd op vatbare rassen korter is dan op resistente rassen, kon niet worden bevestigd.

LANGFORD (1937) gebruikte voor de inoculatie één tot twee maanden oude, krachtig groeiende planten. De planten werden na de inoculatie gedurende 24 uur bij een relatieve luchtvochtigheid van 90% geplaatst, daarna onder normale omstandigheden. BAILEY (1950) inoculeerde de planten als deze 3–5 bladeren

hadden; gedurende 24–48 uur bleven de planten bij een luchtvochtigheid hoger dan 80% en een temperatuur welke niet hoger was dan 32°C, daarna onder normale omstandigheden. De incubatietijd bedroeg 10–20 dagen, afhankelijk van temperatuur, luchtvochtigheid en licht. DAY (1954) ging uit van één-spore-

TABEL 2. Vatbaarheidsklassen van de reactie van *Cladosporium fulvum* op een toetssortiment.
Susceptibility classes of the reaction of Cladosporium fulvum *on a test sortiment.*

Klasse *Class*	Beoordeling *Type of reaction*	Symptomen *Symptoms*
1	Zeer vatbaar (zie fig. 1) *Very susceptible*	Sterk sporulerende vlekken op de onderzijde van het blad; lichte verkleuring op de bovenzijde, later hierop ook vorming van sporen; spoedig afstervende bladeren *Strongly sporulating spots on the under side of the leaf; light discolouration on the upper side of the leaf, later also with formation of spores; quick-dying leaves*
2	Vatbaar *Susceptible*	Sterk sporulerende vlekken op de onderzijde van het blad; weinig verkleuring en weinig of geen sporen op de bovenzijde *Strongly sporulating spots on the under side of the leaf; little discolouration and few or no spores on the upper side of the leaf*
3	Matig vatbaar *Moderately susceptible*	Minder sporevorming op de onderzijde van het blad; op de bovenzijde toenemende geelkleuring der vlekken, corresponderend met die op de onderzijde *Less spore formation on the under side of the leaf; on the upper side of the leaf increasing yellow discolouration of the spots, corresponding with those on the under side of the leaf*
4	Matig resistent (zie fig. 2) *Moderately resistant*	Weinig sporevorming op de onderzijde van het blad; vlekken scherper begrensd, lichter van kleur op de onderzijde, geel van kleur op de bovenzijde van het blad; geringe necrose in het centrum der vlekken *Little spore formation on the under side of the leaf; spots more sharply outlined, lighter in colour on the under side of the leaf, yellow in colour on the upper side of the leaf; slight necrosis in the centre of the spots*
5	Resistent *Resistant*	Geen sporevorming; vlekken als bij 4; soms toenemende necrose, beginnend in het centrum van de vlekken *No spore formation; spots as in no 4; an occasional increasing necrosis, starting from the centre of the spots*
6	Onvatbaar *Immune*	Geen *None*

culturen en inoculeerde planten met 3–4 bladeren. De planten waren op het moment van inoculeren ongeveer één maand oud en bleven gedurende de incubatietijd onder optimale omstandigheden voor de ontwikkeling van de schimmel, te weten een temperatuur van 22°C en een relatieve luchtvochtigheid van 75–80%.

Het tijdstip van de beoordeling van het ziektebeeld werd afhankelijk gesteld van het controle-ras. Als hierop sterk sporulerende vlekken te zien waren, werden alle rassen van het toetssortiment beoordeeld. De vatbaarheidsklassen van de reactie van *Cladosporium fulvum* op het toetssortiment zijn weergegeven in tabel 2 (zie ook fig. 1 en 2). Om een vergelijking mogelijk te maken met de beoordelingswijze van BAILEY en DAY, werden de klassen 1, 2 en 3 samengevoegd tot vatbaar, 4 en 5 tot resistent. Door deze werkwijze konden in tabel 1 de symbolen V (vatbaar), R (resistent) en O (onvatbaar) gebruikt worden. Het verkrijgen van de juiste reactiebeelden is sterk afhankelijk van de uitwendige omstandigheden. Het genenmilieu waarin een resistentiefactor verkeert, is echter mede bepalend voor het reactietype. Twee rassen met dezelfde resistentiefactor kunnen ten opzichte van een bepaald fysio ziektebeelden geven, waartussen geringe verschillen bestaan. De term onvatbaar wil zeggen dat na de inoculatie geen reactie waarneembaar is. De schimmel kan soms wel binnendringen (door de huidmondjes), doch sterft meestal reeds in de huidmondjes af. Enkele keren zijn onder optimale omstandigheden bij een O-reactie microscopisch kleine, necrotische vlekjes waargenomen. Deze reactie is echter in elk opzicht verschillend van welke R-reactie ook. De factor Cf_2 geeft steeds een onvatbaarheidsreactie ten aanzien van de fysio's 0, 1 en 3, ook in combinatie met de factoren Cf_1 en/of Cf_3. De factor Cf_2 oefent blijkbaar een sterkere werking uit dan de beide andere factoren. Om deze redenen is in tabel 1 dan ook onderscheid gemaakt tussen R en O. Bij het opstellen van de reactietypen van het toetssortiment voor het ontbrekende fysio 1.3 en voor het fysio 1.2.3 is uitgegaan van de hypothese, dat O en R steeds dominant zijn over respectievelijk R en V.

FYSIO'S WELKE IN CANADA, ENGELAND EN NEDERLAND ZIJN GEVONDEN

LANGFORD (1937) is de eerste geweest, die het bestaan van fysiologische rassen van de schimmel heeft aangetoond. Op de rassen Potentaat en Stirling Castle onderscheidde hij de fysio's 0 en 1. Stirling Castle reageerde op één van deze stammen met een resistentiereactie; hieruit bleek dat dit ras over een resistentiefactor beschikt (Cf_1).

BAILEY (1950) veronderstelt dat in 1940 in Canada slechts de door LANGFORD gevonden fysio's 0 en 1 aanwezig waren. Hij is van mening dat de door de veredeling verkregen resistente tomaterassen hebben bevorderd dat nieuwe fysio's door mutatie ontstonden. In de jaren 1937 tot 1947 werden achtereenvolgens de resistente rassen Vetomold, V 121 en V 473 gekweekt. Steeds kon vrij kort na de introductie van deze rassen in de praktijk een nieuw fysio worden aangetoond en wel fysio 2 na Vetomold, fysio 2.3 na V 121 en fysio 1.2 na V 473. Het nieuwe fysio trad spoedig sterk op de voorgrond, vermoedelijk ten gevolge van de algemene verbreiding van het aanvankelijk resistente ras. Tussentijds werden nog de fysio's 1.2.3 en 3 geïsoleerd, respectievelijk van de rassen Stirling Castle (Cf_1) en V 121 (Cf_3). De verbreiding van deze fysio's is zeer beperkt gebleven.

DAY (1954) heeft het onderzoek naar het voorkomen van fysio's in Engeland en Wales gebaseerd op de door de bekende resistentiefactoren (Cf_1, Cf_2 en Cf_3) gegeven mogelijkheden. In 1951 isoleerde hij van 52 monsters bladeren met bladvlekkenziekte de fysio's 0, 1, 2 en 1.2 en in 1953 van 124 monsters de fysio's 0, 1, 2, 3, 1.2 en 2.3. De frequentie van voorkomen der fysio's blijkt uit tabel 3.

TABEL 3. Het voorkomen van fysio's in Engeland en Wales.
Races of Cladosporium fulvum *in England and Wales.*

Jaar *Year*	Fysio/*Race*						Totaal aantal monsters *Total number of samples*
	0	1	2	3	1.2	2.3	
1951	27	6	17	0	2	0	52
in %*	52	11,5	32,7	0	3,8	0	
1952	82	11	24	3	3	1	124
in %	66,1	9	19,3	2,4	2,4	0,8	

* In de oorspronkelijke tabel van DAY (1954) zijn deze percentages niet opgenomen.
* *DAY did not mention the percentages.*

In tegenstelling tot een vrij algemene verbreiding van resistente rassen in Canada, zijn nieuwe rassen in Engeland slechts op beperkte schaal door de praktijk geaccepteerd. Dit kan oorzaak zijn van het minder frequent voorkomen van meer gespecialiseerde fysio's.

Uit het eigen onderzoek is naar voren gekomen, dat in 1953 en 1954 de fysio's 0, 1, 2, 3, 1.2 en 2.3 in Nederland voorkwamen. In deze jaren zijn 300 isolaties getoetst, welke verspreid over geheel Nederland zijn geïsoleerd,[1] voor het grootste deel van de rassen van het vatbare type (zie tabellen 4 en 5). Bij het toetsen

TABEL 4. Het voorkomen van fysio's in Nederland.
Races of Cladosporium fulvum *in the Netherlands.*

1953/'54	Fysio/*Race*					Totaal *Total*
	0 + 1	2	2.3	1.2	3	
Aantal isolaties *Number of isolates*	204	33	30	19	14	300
in %	68	11	10	6,3	4,7	100

van 250 isolaties ontbrak de juiste indicator voor fysio 1. Uit de overige 50 isolaties kon 39 maal fysio 0 tegen 5 maal fysio 1 worden aangetoond (in de tabel zijn alle reactietypen voor fysio 0 en 1 samengevoegd). Evenals in Engeland speelt ook in Nederland fysio 0 een overheersende rol. Een aannemelijke verklaring is, dat in Nederland in die jaren slechts rassen van het vatbare type werden geteeld. Ook per provincie is fysio 0 in de meerderheid; in de provincie Groningen kwam echter fysio 2 meer voor dan fysio 0. Een mogelijke oorzaak is dat meerdere isolaties gemaakt zijn van rassen welke geacht kunnen worden resistent te zijn tegen de fysio's 0 en 1. Dit was niet na te gaan. In dat geval kàn

[1] De schrijver is zeer erkentelijk voor de hulp die bij het verzamelen van aangetaste bladmonsters geboden is door de verschillende Rijkstuinbouwconsulentschappen.

TABEL 5. Verspreiding van fysio's over Nederland in de jaren 1953 en 1954.
Distribution of races in the Netherlands in 1953 and 1954.

Provincie *District*	Aantal isolaties *Number of isolates*	Fysio's/*Races* 0 + 1		2		2.3		1.2		3	
		Aantal *Number*	%	Aantal *Number*	%	Aantal *Number*	%	Aantal *Number*	%	Aantal *Number*	%
Noord-Holland . . .	13	9	69,2	1	7,7	1	7,7			2	15,4
Zuid-Holland . . .	89	62	69,7	6	6,7	12	13,5	2	2,2	7	7,9
Zeeland	2									2	100
Noord-Brabant . . .	2	2	100								
Limburg	43	41	95,3	2	4,7						
Gelderland	58	28	48,3	12	20,7	10	17,2	7	12,1	1	1,7
Utrecht	44	42	95,4							2	4,6
Groningen	38	10	26,3	12	31,6	6	15,8	10	26,3		
Friesland	11	10	90,9			1	9,1				
Nederland	300	204	68	33	11	30	10	19	6,3	14	4,7

de conclusie worden getrokken, dat de schimmel vrij snel reageert op een verandering in het resistentiepatroon van de gastheerpopulatie.

Doordat de isolaties als meer-sporen-culturen rechtstreeks van aangetast blad gemaakt zijn, bestond het gevaar dat meerdere fysio's tegelijk geïsoleerd zouden worden. Uit de proeven is meermalen gebleken, dat fysio 0 „verontreinigd" was met fysio 2, 1.2 of 2.3. Dit kwam tot uiting in slechts enkele vlekken op rassen welke door laatstgenoemde fysio's konden worden aangetast. Blijkbaar worden deze fysio's sterk door fysio 0 onderdrukt.

MOEILIJKHEDEN BIJ HET DETERMINEREN VAN FYSIO'S

1. *Invloed van de uitwendige omstandigheden op het ziektebeeld*

LANGFORD (1937) wijst reeds op de variabiliteit van de symptomen onder invloed van temperatuur, luchtvochtigheid en licht. Een temperatuur lager dan 20°C remt de ontwikkeling van de schimmel in de plant, een relatieve luchtvochtigheid minder dan 70% onderdrukt het sporuleren. Vooral bij een lage luchtvochtigheid kan een vatbaar ras de indruk wekken resistent te zijn. Gebrek aan licht kan de werkzaamheid van een resistentiefactor gedeeltelijk te niet doen, zodat een resistent ras de indruk wekt vatbaar te zijn.

Bij de beoordeling van onze infectieproeven is in een aantal gevallen een keuze tussen de klassen 3 en 4 moeilijk geweest (zie tabel 2). De moeilijkheden traden vooral op bij de rassen V 121 (t.o.v. de fysio's 1, 2 en 1.2), Stirling Castle (t.o.v. de fysio's 2 en 2.3) en in mindere mate bij de rassen V 473 (t.o.v. de fysio's 2 en 2.3) en *L. pimpinellifolium* (t.o.v. fysio 2). Onder omstandigheden van een geringere hoeveelheid licht of die van een zeer hoge luchtvochtigheid gedurende langere tijd was het reactietype voor de genoemde gevallen soms eerder matig vatbaar dan matig resistent. Meermalen kon zelfs de reactie van het ras V 121 t.o.v. fysio 2 vergeleken worden met de vatbaarheidreactie van het ras Potentaat. Dit betekent dat de uitwendige omstandigheden bepalend zijn voor het

FIG. 1. Ziektebeeld van een zeer vatbaar ras, onderzijde van het blad.
Symptom picture of a very susceptible variety, under side of the leaf.

FIG. 2. Ziektebeeld van een matig resistent ras, onderzijde van het blad.
Symptom picture of a moderately resistant variety, under side of the leaf.

FIG. 3. Vetomold en *L. pimpinellifolium*, geïnoculeerd met fysio 2 (plant 1 en 3 van links) en met een mutant van fysio 2 (plant 2 en 4 van links); de mutant doet het blad sneller afsterven.

Vetomold and L. pimpinellifolium, *inoculated with race 2 (plant 1 and 3 from the left side) and with a mutant of race 2 (plant 2 and 4 from the left side); the mutant causes a quicker dying of the leaf.*

waarnemen van betrouwbare verschillen tussen de reactietypen. Feitelijk zouden de uitwendige omstandigheden gedurende verschillende achtereenvolgende proeven constant moeten zijn, om vergelijkingen tussen deze proeven mogelijk te maken. Het komt de betrouwbaarheid van een proef ten goede, als een „standaardreeks" wordt opgenomen, dat wil zeggen de rassen van het toetssortiment en hun reactie t.o.v. de bekende fysio's. Het maken van vergelijkingen tussen een bekend fysio en een te toetsen willekeurige isolatie is dan binnen één proef steeds mogelijk.

Zelfs onafhankelijk van de uitwendige omstandigheden kunnen bij vatbare rassen verschillen bestaan in symptomen ten opzichte van hetzelfde fysio; in sterkere mate geldt dit voor resistente rassen. Zo blijven op het ras Stirling Castle na inoculatie met fysio 2 de vlekken kleiner dan op het ras V 121; het sporuleren wordt sterker onderdrukt en op de bovenzijde van het blad zijn de gele vlekken eerder zichtbaar. Het ras V 473 heeft bij een resistentie-reactie altijd scherper begrensde vlekken dan andere resistente rassen.

2. *Inoculatieproeven op bladstekken*

Bond (1936) kon afgesneden bladeren op vochtig filtreerpapier in petrischalen in het licht ongeveer vijf weken goed houden; de bladeren maakten zelfs adventiefwortels. De symptomen van aantasting door *Cladosporium fulvum* kwamen echter niet zo duidelijk naar voren als op de bladeren van een intacte plant. Day (1951) vermeldt dat afgesneden en daarna in sterk licht gehouden bladeren van planten met een resistentiefactor na inoculatie geen symptomen te zien gaven; na verlaging van de lichtintensiteit verschenen vlekken van het resistente type. Daar de schimmel onder vrijwel alle omstandigheden het blad binnendringt (van vatbare zowel als van resistente planten), wordt de uitbreiding van de infectie blijkbaar bepaald door de hoeveelheid in het blad aanwezige assimilaten in die zin, dat ophoping hiervan de uitbreiding van de infectie tegengaat. De waarneming in de praktijk, dat na een periode van donker weer een naar voren treden van de ziektesymptomen te verwachten is, is hiermee in overeenstemming. In het eigen onderzoek werden bladeren van toetsplanten gestekt in een mengsel zand-turfmolm (1:2) en één dag na het stekken geïnoculeerd met de fysio's 0 en 2. Op blad van vatbare rassen ontstonden vlekken van het resistente type, terwijl op blad van resistente rassen nauwelijks sprake was van enige reactie. Werd de inoculatie verricht na voldoende beworteling der stekken, dan kwam bijna steeds het juiste reactie-type te voorschijn. Deze resultaten zijn in overeenstemming met de door Day gedane waarnemingen. Deze methode kan eventueel gebruikt worden als na-controle van selectiemateriaal door een proef te doen met bewortelde stekken van bladeren of van zijscheuten. Voor het normale routine-onderzoek verdient de inoculatie op de intacte plant verre de voorkeur, omdat onder deze omstandigheden de reactietypen op de plant ten opzichte van de fysio's beter tot uitdrukking komen.

Reactie van de plant op mutanten, welke in vitro zijn ontstaan

Wanneer men de schimmel van tomateblad isoleert en in reincultuur brengt, blijkt dat de variabiliteit groot is en tot uiting komt in de kleur van het mycelium, de mate van sporevorming en het vormen van mutanten; deze variabiliteit is in

belangrijke mate afhankelijk van het substraat en van de temperatuur. De kleur van de fysio's op gebruikelijke voedingsbodems zoals mout-, kers-, havermout- en aardappelglucoseagar varieert van bruin tot olijfgroen; in de voedingsbodem wordt een paars pigment afgescheiden. De mutaties in vitro zijn gemakkelijk te herkennen door een afwijkende kleur (wit, oranje, zeemkleurig) en groeiwijze (veel luchtmycelium). De mutanten welke uit culturen in vitro geïsoleerd worden, blijven bij verder kweken constant; de sporevorming der mutanten varieert van 0% tot ongeveer 50% vergeleken met die van de oorspronkelijke culturen. In het algemeen neemt bij regelmatig overenten de sporevorming der mutanten geleidelijk af.

Infectieproeven met niet-sporevormende mutanten werden reeds door LANGFORD (1937) beschreven: „a progressive necrosis of the infected tissue occurred which, on susceptible varieties, resulted in enlarging dried-out spots resembling those following inoculation with "normal strains" of the fungus under conditions of low relative humidity". In onze infectieproeven met niet-sporevormende mutanten van de fysio's 0, 1, 2, 1.2 en 3 – geïnoculeerd werd met een myceliumsuspensie – werd op het toetssortiment vrijwel steeds hetzelfde reactiespectrum verkregen als met de fysio's waarvan de mutanten afkomstig waren. Opvallend was hierbij, dat de incubatietijd van een mutant, afhankelijk van de uitwendige omstandigheden, drie tot vijf dagen korter was dan die van het oorspronkelijke fysio. De infectie door een niet-sporevormende mutant komt tot stand doordat een hyfe een huidmondje binnendringt. Het blad reageert met necrose, zowel op vatbare als op resistente planten. Op onvatbare planten werd geen reactie waargenomen; er is niet nagegaan of in deze gevallen de schimmel de plant kan binnendringen. De uitbreiding van de necrose verloopt sneller dan de uitbreiding van de infectie na inoculatie met normale fysio's (fig. 3). Op bladeren van resistente planten komt de necrose eerder tot stilstand dan op bladeren van vatbare planten. In de meeste gevallen kon de mutant opnieuw worden geïsoleerd uit stukjes blad van de scheiding tussen necrotisch en gezond weefsel. Nimmer werd geconstateerd dat een niet-sporevormende mutant op de plant sporen vormde.

Om na te gaan of de reactie, door mutanten veroorzaakt, aan een toxine kan worden toegeschreven, zijn planten gezet op een myceliumvrij filtraat van een schimmelcultuur, verkregen door een mutant op kaasdoek in moutextract te kweken en daarna te filtreren. Er werd geen reactie waargenomen, ook niet na injectie of bespuiting van de planten met een dergelijke suspensie. Injecties of bespuitingen met sap van bladeren, aangetast door een mutant, bleven eveneens zonder resultaat. De reactie op niet-sporevormende mutanten doet denken aan overgevoeligheid; deze mutanten zijn dus minder pathogeen voor de plant als geheel, maar zeer pathogeen voor de betrokken cellen die afsterven. De agressiviteit is identiek aan die der normale fysio's.

HET KWEKEN VAN RESISTENTE TOMATERASSEN EN DE RELATIE TUSSEN RESISTENTIEFACTOREN EN FYSIO'S

Bij de teelt van tomaten in verwarmde kassen wordt minder last van de ziekte ondervonden dan bij de teelt in onverwarmde kassen. Hoewel een afdoende, betrekkelijk goedkope chemische bestrijding uitvoerbaar is, komt hiervan in de praktijk dikwijls weinig terecht. Daarom zijn rassen, resistent tegen de ziekte,

een aanwinst voor het sortiment, mits alle andere eigenschappen van het nieuwe ras niet onderdoen voor die van de goede, bestaande, vatbare rassen.

Aanvankelijk is resistentie gevonden in een aantal selecties van *L. pimpinellifolium* (tabel 6); de resistentie bleek steeds dominant te zijn. LANGFORD (1937) maakte de kruising Potentaat × *L. pimpinellifolium* „Vineland strain" (Cf_2Cf_3). Hieruit werden de rassen Vetomold (Cf_2) en V 121 (Cf_3) gekweekt. Vetomold is onvatbaar voor de toen in Canada aanwezige fysio's 0 en 1. Na het optreden van fysio 2, waarvoor Vetomold vatbaar bleek te zijn, werd V 121 geïntroduceerd, die resistent is tegen dit fysio. Uit de kruising tussen genoemd wild ras en het ras Stirling Castle is het ras V 473 gekweekt, dat resistent bleek te zijn tegen het inmiddels op het algemeen verbreide ras V 121 naar voren gekomen fysio 2.3.

Het zou aannemelijker geweest zijn, als V 121 (Cf_3) aan fysio 3 de gelegenheid had gegeven zich snel te vermeerderen. BAILEY (1950) gaat uit van de veronderstelling, dat het ontstaan van een nieuw fysio geïnduceerd wordt door de introductie van een nieuw resistent ras. Hij neemt dan ook aan, dat de wilde rassen hadden moeten reageren, indien nieuw gevonden fysio's reeds eerder aanwezig geweest zouden zijn. DAY (1954) vermeldt dat het proces van agressiviteitsverandering bij de parasiet in Engeland langzamer is verlopen dan in Canada. Het is wellicht beter te zeggen „minder opvallend verlopen", doordat in Engeland cultuurrassen met resistentiegenen op kleinere schaal geteeld worden. Voor Nederland is dit in nog sterkere mate het geval.

Het ligt voor de hand aan te nemen dat de fysio's met meer dan één pathogeniteitsfactor regelmatig opnieuw zijn ontstaan, maar dat de ontwikkelingsmogelijkheden van deze fysio's door het ontbreken van specifieke selectiemedia beperkt zijn gebleven. BAILEY (1950) isoleerde fysio 1.2.3 reeds in 1940 van het ras Stirling Castle (Cf_1). Op dat moment waren slechts de rassen Stirling Castle en Vetomold (Cf_2) in de praktijk aanwezig. DAY (1954) toonde in proeven aan dat fysio's met minder pathogeniteitsfactoren fysio's met meer pathogeniteitsfactoren onderdrukken op de cotylen van een vatbaar ras, terwijl op de cotylen van een resistent ras de pathogene component werd geselecteerd. Fysio 0 oefent dus bij vatbare rassen een onderdrukkende werking uit op de overige fysio's, terwijl dergelijke krachten ook tussen deze fysio's onderling werkzaam zullen zijn. Wanneer in de praktijk deze strijd tussen de fysio's inderdaad plaats heeft, mag verwacht worden dat de samenstelling van het fysio-sortiment afhankelijk is van de aard en de frequentie van voorkomen der gastheer-genotypen. Blijkbaar behoeft dit niet steeds in overeenstemming te zijn met het gen-om-genschema, omdat in Canada fysio 2.3 zich heeft verspreid op het ras V 121 (Cf_3). De combinatie Cf_2Cf_3 was als cultuurras nog niet aanwezig. Pas na 1950 is door KERR (1951) het ras V 469 gekweekt, dat deze factoren bezit. Wel is fysio 3 het eerst van V 121 (Cf_3) geïsoleerd. Dat dit fysio zich niet heeft verspreid, kan veroorzaakt zijn door de vrijwel gelijktijdige verspreiding van het ras V 473 (Cf_1Cf_2).

Doordat fysio 1.3 nog niet gevonden is en fysio 1.2.3 zeer zelden, zou een goede resistentie in cultuurrassen verkregen kunnen worden met de combinaties Cf_1Cf_3 en $Cf_1Cf_2Cf_3$, met het gevaar dat hierdoor juist deze fysio's geselecteerd worden. Laatstgenoemde combinatie is als „breeding line" (F 101) in Canada aanwezig (KERR, 1959). KERR heeft echter een selectie uit de kruising *L. esculentum* × *L. hirsutum* gekruist met F 101 en in de nakomelingschap door zelfbestuiving twee rassen geselecteerd. Behalve de genoemde factoren bezitten deze rassen, Vinequeen en V 548, de resistentiefactor (wellicht zelfs meer factoren)

TABEL 6. Resistentiefactoren in cultuur- en wilde rassen en hun reactie ten opzichte van de fysio's van *Cladosporium fulvum*.
Genes for resistance in cultural and wild type varieties and their reaction to the races of Cladosporium fulvum.

Rassen *Varieties*	Land van herkomst *Origin*	Resistentiegenen *Genes for resistance*	Fysio's en reactietype *Races and type of reaction*: 0	1	2	3	1.2	1.3	2.3	1.2.3
Potentaat	Canada	cf	V	V	V	V	V	V	V	V
Stirling Castle	Canada									
Antimold A	Engeland	Cf_1	R	V	R	R	V	V	R	V
Hertford Cross	Engeland									
Weibull's Immuna	Zweden	Cf_2	O	O	V	O	V	O	V	V
Single Cross I	Nederland									
Sapford's no 1	Engeland	Cf_3	R	R	R	V	R	V	V	V
Single Cross II	Nederland									
Antimold B	Engeland	Cf_1Cf_2	O	O	R	O	V	O	R	V
Vulcan	Canada									
L. pimpinellifolium	Nederland	Cf_1Cf_3	R	R	R	R	R	V	R	V
59-R	Nederland									
L. pimpinellifolium, Vineland	Canada	Cf_2Cf_3	O	O	R	O	R	O	V	V
V 469	Canada									
F 101	Canada	$Cf_1Cf_2Cf_3$	O	O	R	O	R	O	R	V
L. pimpinellifolium, 112215.	Canada									
L. hirsutum	Canada		O	O	O	O	O		O	O
V 548	Canada		O	O	O	O	O	O	O	O
Vinequeen	Canada									
X, Y en Z	Nederland		O	O	O	O	O		O	O

uit *L. hirsutum*, welke factor verschillend is van de factoren uit *L. pimpinellifolium*. Doordat deze nieuwe rassen meerdere resistentiegenen bezitten, acht KERR het minder waarschijnlijk, dat nieuwe fysio's zullen ontstaan waarvoor deze rassen vatbaar zijn. *L. hirsutum* bezit een dominant gen voor onvatbaarheid en een dominant gen voor resistentie t.o.v. fysio 1.2.3 (KERR and BREWER, 1955). Het hangt af van de pathogeniteitsfactoren van de schimmel of een fysio kan ontstaan, dat de werking van de combinatie van factoren uit *L. pimpinellifolium* en *L. hirsutum* te niet kan doen. De snelheid van ontstaan zou vertraagd worden, indien dit ontstaan mede afhankelijk is van het beschikbaar zijn van de tussenprodukten tussen beide factorengroepen. Het kweken hiervan zou dan vermeden moeten worden.

Doordat in het buitenland gekweekte tomaterassen zelden voldoen onder Nederlandse teeltomstandigheden, is het noodzakelijk de in deze rassen aanwezige gunstige factoren te introduceren in de in Nederland gebruikelijke rassen.

In het eigen onderzoek, dat in 1949 werd begonnen, is uitgegaan van de kruising Potentaat × *L. pimpinellifolium* (Cf_1Cf_3). Hieruit zijn na negen generaties

zelfbestuiving zuivere lijnen geselecteerd (59-R), welke de factoren Cf_1 en Cf_3 gezamenlijk bezitten; dit bleek uit een toets met de bekende fysio's. Deze lijnen worden in 1960 op beperkte schaal in de praktijk beproefd. De kweker BRUINSMA te Naaldwijk heeft in 1959 op beperkte schaal enkele nieuwe hybriden (X, Y en Z) geïntroduceerd; één ouder is een uit Canada geïmporteerd resistent ras, dat de resistentiefactor uit *L. hirsutum* bezit. Uit een infectieproef die wij met dit materiaal deden, bleek dat deze F_1's niet worden aangetast door de fysio's 0, 1, 2, 3, 1.2 en 2.3; zeer waarschijnlijk zijn deze hybriden ook onvatbaar voor de fysio's 1.3 en 1.2.3.

In tabel 6 worden de geniteurs voor de resistentie tegen de bladvlekkenziekte vermeld (Stirling Castle, *L. pimpinellifolium* en *L. hirsutum)*, benevens enkele cultuurrassen, die als resultaat van het veredelingswerk zijn gekweekt.

DISCUSSIE

Doordat van de schimmel het geslachtelijke stadium niet bekend is, is niet na te gaan of door kruising veranderingen in de fysio-populatie kunnen optreden. DAY (1954) heeft getracht aan te tonen of dergelijke veranderingen mogelijk zijn door heterokaryose; hij is hierin echter niet geslaagd. Algemeen wordt dan ook aangenomen, dat nieuwe fysio's door mutatie ontstaan.

De wisselwerking tussen de fysio's is blijkbaar sterk afhankelijk van de resistentiefactoren die in de plant aanwezig zijn. Dit is door BAILEY (1950) waarschijnlijk gemaakt, want steeds trad een nieuw fysio sterk op de voorgrond na de introductie van een tegen het reeds aanwezige fysio resistent tomateras; dit ras fungeerde als specifiek selectiemedium voor het nieuwe fysio. BAILEY veronderstelt zelfs dat een nieuw fysio ontstaat ten gevolge van het invoeren van een nieuw, resistent tomateras. Als de fysio's onafhankelijk van een dergelijk ras zouden ontstaan, hadden deze reeds eerder op selectiemateriaal voor de veredeling of op oorspronkelijke geniteurs ontdekt moeten worden. Dit is niet gebeurd, aldus BAILEY.

Beschouwen we tabel 6, dan blijkt dat de drie selecties van *L. pimpinellifolium* hadden kunnen reageren op fysio 1.2.3, terwijl twee ervan een selectiemedium kunnen zijn voor respectievelijk de fysio's 1.3 en 2.3. Fysio 1.3 is tot op heden nog nimmer gevonden, terwijl fysio 1.2.3 slechts sporadisch is aangetroffen. Het is niet uitgesloten dat de frequentie van ontstaan van deze fysio's zeer laag is. De verklaring dat fysio 2.3 dan niet eerder gesignaleerd is, kan gezocht worden in de omstandigheid, dat het selectiemedium voor dit fysio *(L. pimpinellifolium* – Cf_2Cf_3) zeer beperkt voorkwam. Na de introductie van het cultuurras V469 zou dit fysio op grotere schaal kunnen zijn waargenomen, terwijl het hierdoor tevens een grotere verbreidingskans heeft gekregen. Hierover zijn echter geen gegevens bekend. Wel is fysio 2.3 door BAILEY (1950) geïsoleerd van het ras V 121 (Cf_3), dat ook voor dit fysio vatbaar is.

Zowel in Engeland als in Nederland zijn tomaterassen met resistentiefactoren slechts op beperkte schaal geteeld. Het is waarschijnlijk dat hierdoor in deze landen de meer gespecialiseerde fysio's zich niet sterk konden verbreiden. Niettemin zijn de fysio's 0, 1, 2, 3, 1.2 en 2.3 zowel in Engeland als in Nederland gevonden; dit kan als een bevestiging worden opgevat van de veronderstelling, dat deze fysio's regelmatig ontstaan. Het signaleren van de fysio's is dus afhankelijk van de typen van resistentie, die in de praktijk van de tomateteelt voor-

komen. Als deze typen niet of zeer beperkt aanwezig zijn, is het waarnemen van de fysio's meer afhankelijk van het aantal monsters aangetast blad dat wordt verzameld en daarna getoetst op een toetssortiment van tomaterassen. Geschiedt dit op grote schaal, dan wordt de kans groter, dat alle fysio's kunnen worden waargenomen, ook die met een lage frequentie van ontstaan.

Hoewel de schimmel in vitro-culturen veelvuldig muteert, zijn nimmer mutanten gevonden, die wat betreft de groeiwijze, het sporuleren en de reactie op de plant overeenkwamen met de oorspronkelijke stammen.

Het eerste tegen de bladvlekkenziekte resistente tomateras dat in Nederland is geteeld, is Single Cross I (tabel 6). Deze hybride uit de kruising tussen Vetomold (Cf_2) en een vatbaar cultuurras, is in 1946 geïntroduceerd door de kweker Bruinsma te Naaldwijk. Kort hierna kwam ook Single Cross II in de handel; de resistentie van deze hybride was afkomstig van het ras V 121 (Cf_3). Beide hybriden zijn enkele jaren op vrij grote schaal geteeld, doch na 1950 vrijwel weer uit het rassensortiment verdwenen. De fysio's 2 en 3 hebben waarschijnlijk een grotere verbreidingskans gehad in de jaren dat deze hybriden zijn geteeld. Ten tijde van ons onderzoek kwam fysio 2 beperkt en fysio 3 zeer beperkt voor. Het fysio 0 had op de algemeen geteelde vatbare cultuurrassen blijkbaar weer volledig de overhand gekregen.

Het is moeilijk te voorspellen of na de introductie in de praktijk van de hybriden X, Y en Z en van het ras 59-R spoedig nieuwe fysio's gevonden zullen worden. Vermoedelijk zal het eerst fysio 1.3 gevonden worden (op 59-R met de factor Cf_1Cf_3). De hybriden X, Y en Z ontlenen de resistentie aan *L. hirsutum*. Over de factoren voor resistentie van deze wilde soort is te weinig bekend om te kunnen voorspellen welke fysio's zich op deze hybriden zouden kunnen vermeerderen. Daarvoor is ook nog te weinig bekend van de pathogeniteitsfactoren van de schimmel.

Summary

Table 1 gives a survey of the races of the fungus *Cladosporium fulvum* Cooke and the resistant genes used in breeding work. The old indications (Langford, 1937; Bailey, 1950) as well as the new ones (Butler, 1953; Day, 1956) are used. The system has been suggested by Day (1954) and may be compared with that of *Phytophthora infestans* in potatoes (Black, 1952).

The races 0, 1, 2, 3, 1.2 and 2.3 have been found in Canada, England and the Netherlands. Race 1.3 has not yet been observed, whereas race 1.2.3 has been found sporadically in Canada. Three varieties, with the genes Cf_1, Cf_2 and Cf_3 respectively, are sufficient to distinguish between the races.

The effect of the resistant genes is dependant on the environmental conditions to a certain extent; two varieties with the same resistant gene may give slightly different reactions under the same conditions. Therefore it is recommended that more test-varieties be used with the same resistant gene. In infection experiments the optimum temperature and relative humidity during the incubation are 22–24 °C and 80 % respectively for the development of the right symptoms. Lowering of temperature and humidity results in lengthening of the incubation period. Diminishing the amount of light moves the resistant reaction to the susceptible type, lowering the humidity has the reverse effect.

In infection experiments with leaf cuttings the correct type of reaction has

only been obtained on cuttings with sufficient roots, when inoculated. This is likely to be connected with the removal of assimilates.

The incubation period of all races is 11–18 days, dependant on environmental conditions. This period is 3–5 days shorter for non-sporulating vitro-mutants; the type of reaction is the same as for the original races with the difference that spores are not formed and leaves die sooner.

The origin of new races is dependant on the growing of new resistant varieties (BAILEY, 1950). Resistant varieties are less generally accepted in England than in Canada. Until 1960 similar varieties had scarcely been grown in the Netherlands. Because all races are present in England as well as in the Netherlands it is likely that the races originate regularly. On the other hand we may safely say that the spread of the races is dependant on the nature and distribution of resistant varieties. In England as well as in the Netherlands race 0 predominates.

Since 1937 varieties have been cultivated with the genes Cf_1, Cf_2, Cf_3, Cf_1Cf_2, Cf_2Cf_3 and Cf_1Cf_3 respectively. The resistance originates from the variety Stirling Castle and two selections of *Lycopersicum pimpinellifolium*. Several hybrids have been introduced in the Netherlands in 1960, which have the resistance from *L. hirsutum*.

In Canada two varieties were introduced in 1958, combining the resistance from *L. pimpinellifolium* ($Cf_1Cf_2Cf_3$ as a "breeding line") and *L. hirsutum* (KERR, 1959 and 1957).

KERR (1959) suggests that it is less likely that new races will originate after distribution of these varieties. This depends, however, on the pathogenic genes of the fungus.

LITERATUUR

BAILEY, D. L., – 1950. Studies in racial trends and constancy in Cladosporium fulvum Cooke. Can. J. Res., sect. C, 28: 535–565.

BLACK, W., – 1952. A genetical basis for the classification of strains of Phytophthora infestans. Proc. roy. Soc. Edinburgh, sect. B, 65: 36–51.

BOND, T. E. T., – 1936. Phytophthora infestans (Mont.) de Bary and Cladosporium fulvum Cooke on varieties of tomato and potato and grafted solanaceous plants. Ann. appl. Biol. 23: 11–29.

BOND, T. E. T., – 1938. Infection experiments with Cladosporium fulvum Cooke and related species. Ann. appl. Biol. 25: 277–306.

BUTLER, L., – 1953. Changes in gene symbols. Rep. Tomato Genetics Cooperative 3: 7–8.

DAY, P. R., – 1951. Ann. Rep. John Innes Hort. Inst.: 12–13.

DAY, P. R., – 1953. Genetics and Plant Pathology. Nature 172: 989–990.

DAY, P. R., – 1954. Physiologic specialisation of Cladosporium fulvum in England and Wales. Pl. Pathol. 3: 35–39.

DAY, P. R., – 1956. Race names of Cladosporium fulvum. Rep. Tomato Genetics Cooperative 6: 13–14.

KERR, E. A., – 1951. Rep. Tomato Genetics Cooperative 1: 31.

KERR, E. A., – 1957. Vinequeen, a leaf-mold resistant tomato for the greenhouse. Rep. Hort. Exp. Sta., Vineland Sta., Ontario, for 1955 and 1956.

KERR, E. A., – 1959. V 548, an emigrant greenhouse tomato with resistance to Cladosporium leaf mold. Rep. Hort. Exp. Sta., Vineland Sta., Ontario, for 1957 and 1958: 52–54.

KERR, E. A., – 1960. Resistance to Cladosporium fulvum. Rep. Tomato Genetics Cooperative 10: 19–20.

KERR, E. A. & D. BREWER, – 1955. Resistance to leaf mold (Cladosporium fulvum). Rep. Tomato Genetics Cooperative 5: 19–20.

LANGFORD, A. N., – 1937. The parasitism of Cladosporium fulvum Cooke and the genetics of resistance to it. Can. J. Res., sect. C, 15: 108–128.

OORT, A. J. P., – 1944. Onderzoekingen over stuifbrand II. Overgevoeligheid van tarwe voor stuifbrand (Ustilago tritici). T. Pl.-ziekten 50: 73–106.